•综述•

生物多样性与传染性疾病的关系：进展、挑战与展望

刘 向¹ 陈立范² 周淑荣^{3*}

1 (兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室/生态学创新研究院, 兰州 730000)

2 (上海健康医学院文理教学部, 上海 201318)

3 (海南大学林学院, 海口 570228)

摘要: 在全球生物多样性快速丧失的背景下, 理解生物多样性如何影响传染性疾病风险具有重要意义。大量研究表明, 宿主多样性对传染性疾病可能存在稀释效应(即疾病风险随宿主生物多样性的增加而降低), 但是也有放大效应或者没有影响的证据。本文首先介绍了关于生物多样性与传染性疾病关系的研究进展, 以及该领域的热点研究问题, 包括宿主多样性-疾病关系的格局和空间依赖性、稀释效应的体系依赖性和系统发育稀释效应等。随后, 介绍了相关研究伴随的争议和批判, 主要集中在: 稀释效应发生的普遍性、生物多样性-疾病关系实验研究的发表偏好性以及部分疾病生态学家对生物多样性和传染性疾病之间简单数字关系的过分关注。最后指出稀释效应与物种共存、全球变化对稀释效应的影响、进化与稀释效应、稀释效应在政策制定中的应用等领域可能是今后的主要研究方向。

关键词: 疾病生态学; 生态系统服务; 放大效应; 病原体; 宿主; 稀释效应

The relationship between biodiversity and infectious disease: Progress, challenge and perspective

Xiang Liu¹, Lifan Chen², Shurong Zhou^{3*}

1 State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem/Institute of Innovation Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000

2 School of Arts and Sciences, Shanghai University of Medicine and Health Sciences, Shanghai 201318

3 School of Forestry, Hainan University, Haikou 570228

Abstract: Current unprecedented declines in biodiversity have galvanized efforts to understand how changes in biodiversity affect disease risk. Empirical evidence is mixed in understanding the relationship between loss in biodiversity and disease. While some empirical research supports a dilution effect (i.e., disease risk decreases with increasing host biodiversity), many studies support an amplification effect, and in some cases no effect. In this review, we first summarize the research progresses in this area, and introduce key research topics that include: the shape of the biodiversity-disease relationship, spatial- and context dependence of dilution effect, and the phylogenetic dilution effect. Following our summary, we discuss the disputes and criticisms in this field of research. These controversies include: whether the dilution effect is prevalent, publication bias in experimental studies, and an excessive focus by some disease ecologists on the numeric relationship between biodiversity and disease. Finally, we highlight some open questions for future research looking at dilution effect that include: the relationship between dilution effect and species coexistence, the effects of global climate change on dilution effect, the relationship between dilution effect and evolution, and the implications this research can have on policy decisions.

Key words: disease ecology; ecosystem service; amplification effect; pathogen; host; dilution effect

收稿日期: 2020-05-26; 接受日期: 2020-08-17

基金项目: 国家自然科学基金(31830009; 31770518; 31700466; 32001116)、兰州大学“双一流”引导专项-队伍建设经费-科研启动费(561119211)、兰州大学中央高校基本科研业务学科交叉研究项目(lzujbky-2020-cd01)和海南大学科研基金(RZ2000009932)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhshrong@hainanu.edu.cn

宿主生物多样性与传染性疾病(以下简称“疾病”)风险之间存在着千丝万缕的联系(Wood et al, 2014; Rohr et al, 2020)。在生物多样性大规模丧失的背景下(Pimm et al, 2014), 探讨生物多样性与传染性疾病之间的关系同时具有理论与实践意义。从疾病生态学的角度来看, 宿主生物多样性可能会对疾病产生稀释效应(dilution effect), 即疾病风险随宿主生物多样性的增加而降低(Keesing et al, 2006)。这是一种广义的、被广泛接受的、基于现象学的定义。无论是针对媒介传播疾病(如莱姆病)还是非媒介传播疾病(如植物真菌病害), 以及产生该效应的潜在机制是什么, 只要观察到该系统中生物多样性与疾病风险之间存在净的负相关关系, 我们便称其发生了稀释效应(Keesing et al, 2006; Ostfeld & Keesing, 2012)。与之相对应, 如果疾病风险随生物多样性的增加而增加, 我们则称之为放大效应(amplification effect)。在本文中, 除特殊说明外, 生物多样性一般是指宿主生物类群的物种丰富度, 而不包括非宿主生物类群和病原体的多样性; 疾病风险是指疾病的发生率, 即患病个体数占潜在宿主个体总数的比例。

虽然稀释效应概念自20世纪80年代以来才逐渐出现在文献中(如Power, 1987), 并且直到2006年Keesing等才对稀释效应予以准确定义(Keesing et al, 2006), 但实际上, 农学、流行病学和兽医学已经在实践中为稀释效应积累了一定的实验证据。我国明清时期盛行间作不同的作物或间作同种作物的不同品种以获取更高的总收益, 原因之一即是不同作物或作物品种混种能够降低植物病害的发生率(Zhu et al, 2000)。20世纪初意大利北部地区流行着通过在人类居住地附近圈养家畜的方式降低人被蚊子叮咬的概率, 进而降低人群中疟疾发生率的家畜诱蚊预防法, 这被视为动物预防(zooprophylaxis)的先河(Service, 1991)。1958年英国生态学家Charles S. Elton在*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*一书中提到, 对于某一特定的植物病害, 如果其宿主植物在生态系统中的密度较低, 那么该病的发病情况也往往较轻(Elton, 1958)。这些来自于不同学科、不同年代和不同地域的经验性研究案例揭示出自然界可能存在着宿主生物多样性与疾病之间的普遍性规律。

近年来, 随着对莱姆病(Ostfeld & Keesing, 2000; LoGiudice et al, 2003)、西尼罗河病毒

(Kilpatrick et al, 2006)、两栖类吸虫病(Johnson et al, 2013b)、大麦黄矮病毒(Lacroix et al, 2014)和叶片真菌病害(Mitchell et al, 2002; Rottstock et al, 2014; Liu et al, 2016)等疾病的系统性研究, 生态学家已证实稀释效应在部分系统中确实存在; 并相应地总结出了稀释效应发生的潜在机制(Keesing et al, 2010; Ostfeld & Keesing, 2012)。然而, 生物多样性与疾病之间的关系可能具有较强的体系依赖性(Liu X et al, 2020); 部分研究证实无效应(Salkeld et al, 2013; Vadell et al, 2020)甚至放大效应(Wood et al, 2014; Halliday et al, 2017)在自然界中也同样存在。另一方面, 也有学者认为目前学界过度关注稀释效应发生的普遍性(Randolph & Dobson, 2012; Wood & Lafferty, 2013), 热衷于报道生物多样性与疾病之间的相关关系, 以至于忽略了包括稀释效应发生机制在内的机理性研究(Halsey, 2019)。这种批评有助于帮助疾病生态学家跳出原有框架的桎梏, 从而更加关注特定系统中决定生物多样性与疾病关系的具体因素, 进而促进疾病生态学的整体发展。2019年底至2020年初, 在短短4个月的时间里, 多本国际生态学主流期刊连续刊登了5篇基于数据的整合分析来探讨生物多样性与疾病关系的研究论文(Halliday & Rohr, 2019; Liu X et al, 2020; Magnusson et al, 2020; Rohr et al, 2020; Vadell et al, 2020), 这些工作可以被认为是过去十余年生物多样性与疾病关系研究的总结。本文将主要介绍生物多样性与传染性疾病关系的当前进展、研究中存在的问题与局限等, 并对未来的研究方向进行展望, 以便促进国内同行更多地关注疾病生态学相关的科学问题。

1 宿主多样性 - 疾病关系的研究进展

稀释效应最先由研究莱姆病的疾病生态学家提出(Ostfeld & Keesing, 2000; Keesing et al, 2006)。莱姆病以黑腿蜱虫(*Ixodes scapularis*)为传播媒介, 伯氏疏螺旋体(*Borrelia burgdorferi*)为病原体, 是一种对人类危害极大的人畜共患传染病; 宿主疾病传播能力(host competence)较高的白足鼠(*Peromyscus leucopus*), 和疾病传播能力相对较低的弗吉尼亚负鼠(*Didelphis virginiana*)和花栗鼠(*Tamias* spp.)等均是其主要宿主。而研究者对莱姆病系统中稀释效应的发生条件进行了较为透彻的研究, 发现当同时满

足以下5个条件时则产生稀释效应: (1)传播媒介(黑腿蜱虫)是泛化的; (2)病原体(伯氏疏螺旋体)在黑腿蜱虫内平行传播(从宿主传播到传播媒介), 而不是由成虫直接传播给幼虫的垂直传播; (3)不同的宿主具有不同的疾病传播能力; (4)疾病传播能力最高的白足鼠同时也是群落解构(disassembly)时最不容易丢失的宿主生物, 能够在宿主丰富度较低的群落中存在; (5)传播媒介(黑腿蜱虫)的密度并不随宿主丰富度的增加而增加(Ostfeld & Keesing, 2000; Wood & Lafferty, 2013)。

从理论上探讨稀释效应的发生机制, 首先需要明确疾病的传输类型和宿主群落的构建方式。基于多宿主的易感者-感染者-康复者(SIR)模型(Dobson, 2004)的理论研究表明, 如果疾病为频度依赖传播, 则无论宿主群落的构建方式是叠加式还是替代式(见图1和Box 1), 疾病风险均会随宿主多样性的增加而降低, 即表现为稀释效应(Rudolf & Antonovics, 2005); 如果疾病为密度依赖传播, 只有当宿主群落的构建方式为替代式时, 该体系才能表现为稀释效应; 当宿主群落的构建方式为叠加式时, 则表现为放大效应(Rudolf & Antonovics, 2005)。从整体上看, 频度依赖传播的疾病更容易表现为稀释效应, 其主要原因是, 在频度依赖传播体系中加入新的宿主物种往往能够降低疾病传播能力较强的宿主物种在该体系中所占的比例, 进而降低疾病风险。而对于叠加式宿主群落构建体系中密度依赖传播的疾病, 易感宿主的绝对数量随宿主多样性的增加而增加, 并最终导致疾病风险增大, 表现出放大效应。部分控制性实验研究的结果表明, 宿主多样性与疾病关系的方向确实受到宿主群落构建方式的影响。例如, 在美国中部的雪松溪实验站, 通过人工种植的方式形成从1种到24种宿主植物丰富度的连续序列, 并

调查其地上叶片真菌病害的严重度后发现: 在全部调查的27种病害中, 有11种病害的严重度随宿主植物丰富度的增加而降低, 且其中10种病害的严重度随其目标宿主植物多度的增加而增加(Mitchell et al, 2002)。类似的实验证据在两栖类壶菌病系统中同样存在。针对感染西部蟾蜍(*Anaxyrus boreas*)的壶菌类真菌*Batrachochytrium dendrobatidis*, 在不改变群落中宿主总多度的情况下, 增加宿主的多样性能够显著降低群落总体和目标宿主的发病率(Searle et al, 2011)。这进一步证明, 对于密度依赖传播疾病, 当目标宿主的多度随宿主多样性的增加而产生补偿性降低(即替代式宿主群落构建)时会产生稀释效应(Rudolf & Antonovics, 2005)。

相遇率降低(encounter reduction)和易感宿主管制(susceptible host regulation)被认为是引发稀释效应的两个重要机制, 并受到了众多理论和实验研究的支持(Keesing et al, 2006; Johnson & Thieltges, 2010; Rohr et al, 2020)。对于非媒介传播疾病, 向群落中添加物种能够降低同种个体之间的相遇概率, 减少宿主个体被病原体感染的机会, 并最终导致疾病风险的降低(Keesing et al, 2006)。例如, 对于通过孢子直接传播的叶片真菌病害, 即使在维持宿主群落构建方式为叠加式的情景下, 宿主植物丰富度较高的群落也能够通过物理隔离的方式降低叶片真菌病害的严重度并最终表现出稀释效应(Liu et al, 2016)。而对于媒介传播疾病, 相遇率降低能够通过影响宿主物种和影响传播媒介两种途径产生作用: 一方面, 添加到群落中的物种能够影响宿主物种的行为, 进而降低传播媒介与宿主的接触概率; 另一方面, 添加到群落中的物种能够通过竞争或捕食的方式, 直接降低传播媒介的多度, 或者限制传播媒介的活动(该机制与易感宿主管制的区别在于新添

图1 图示叠加式(a)和替代式(b)宿主群落构建。○、□、△分别代表3种宿主物种。

Fig. 1 A graphic representation of additive (a) and substitutive (b) host community assembly. ○, □, and △ represent each of the three host species.

Box 1 疾病生态学中常见名词解释

寄生虫(parasite): 从宿主个体中获取营养, 对宿主造成伤害但不会导致宿主个体立即死亡 的生物。

宿主(host): 被寄生物寄生的生物。

病原体(pathogen): 能够引起宿主发生疾病的寄生物。

感染(infection): 若寄生物侵入宿主, 则称该宿主被寄生物感染。

疾病(disease): 感染引起宿主产生明显的有害症状时, 宿主即发生疾病。

交叉保护(cross protection): 对于宿主植物, 两种病毒感染同一种宿主时, 首先感染的病毒能够阻止或者延迟第二种病毒对宿主的感染。

传播媒介(vector): 能够将寄生物在宿主间进行转移的动物, 如蚊子、蚜虫、跳蚤、蜱虫等。

媒介传播疾病(vector-borne diseases): 通过传播媒介进行传播的疾病, 又称间接传播疾病。

微寄生物(microparasite): 在宿主体内繁殖, 个体相对较小、寿命较短的寄生物, 如大麦黄矮病毒。

宏寄生物(macroparasite): 不能在宿主体内繁殖, 个体相对较大的寄生物, 如蛔虫。

活体营养型寄生物(又译为活养寄生物, biotrophic parasite): 从宿主的活细胞中获取营养, 生活在活宿主身上的寄生物。

死体营养型寄生物(又译为尸养寄生物, necrotrophic parasite): 从宿主的死细胞中获取营养, 生活在死宿主身上的寄生物。

人畜共患传染病(又称为动物源性传染病, zoonotic disease): 能够在人类和动物间传播的疾病。

密度依赖传播(density-dependent transmission): 易感个体和被感染个体之间的每员感染率依赖于宿主密度(即宿主的绝对数量), 如植物叶片真菌病。

频度依赖传播(frequency-dependent transmission): 易感个体和被感染个体之间的每员感染率依赖于宿主频度(即某一宿主个体占群落中全部物种个体的比例); 能够表征大多数媒介传播疾病的传输方式, 如以蚜虫为媒介传播的大麦黄矮病。

宿主疾病传播能力(host competence): 指宿主将寄生物传播给其他易感宿主或传播媒介的能力。

天然宿主(又称为储存宿主, reservoir host): 病原体天然栖息、繁殖或赖以生存, 但对其本身往往并不致病的宿主, 如对于 SARS 病毒, 中华菊头蝠是其天然宿主。

替代式(substitutive)宿主群落构建: 宿主物种的多度随宿主物种丰富度的增加而降低(即存在补偿性降低)。

叠加式(additive)宿主群落构建: 宿主物种的多度随宿主物种丰富度的增加而增加。

加入群落中的物种是通过竞争或捕食降低传播媒介的多度还是降低易感宿主的多度, 如果作用于传播媒介, 则为相遇率降低, 如果作用于易感宿主, 则为易感宿主管制), 进而最终降低传播媒介与宿主的接触概率(Keesing et al, 2006)。除此之外, 如果添加到群落中的物种能够被传播媒介叮咬, 但其不是传播媒介所携带病原体的目标宿主, 那么该物种能够通过“浪费”传播媒介叮咬机会的方式降低目标宿主的疾病风险(Clay et al, 2009); 前文中提到的家畜诱蚊预防法, 即是通过家畜“浪费”蚊子叮咬机会的方式, 降低人类患疟疾的风险(Service, 1991)。

易感宿主管制是指向群落中添加非宿主物种, 通过竞争或捕食的方式影响易感宿主的出生率和死亡率, 进而限制易感宿主的多度(Keesing et al, 2006)。例如, 基于德国Jena植物生物多样性-生态系统功能实验, 研究者发现随着宿主植物物种丰富度的增加, 每种宿主植物的多度降低, 进而使得密度依赖传播的叶片真菌病害严重度显著降低(Rottstock et al, 2014)。在该替代式宿主群落构建体

系中, 随着宿主植物多样性的增加, 宿主物种之间存在的竞争排斥使得高植物物种丰富度样方中每种宿主的多度维持在较低的水平上, 并最终导致具有一定专一性的叶片真菌病害表现出稀释效应。需要说明的是, 确定某个系统中是否发生稀释效应, 应定量评价疾病发生率与宿主多样性之间的关系。在该系统中, 虽然病原体的多样性随宿主多样性的增加而增加, 但疾病风险发生率随宿主多样性的增加而降低, 因此该系统发生了稀释效应。

然而, 上述机制的发生均具有一定的体系依赖性。那么, 稀释效应是否具有更普适性的发生机制呢? 近年来, 生态学家逐渐将目光投向宿主群落的物种组成与稀释效应之间的关系这一领域。如果宿主的疾病传播能力与其在群落中的优势度, 或群落解构时宿主物种从群落中的丢失顺序有关, 那么该体系往往较容易发生稀释效应(Johnson PT et al, 2015)。我们认为宿主的疾病传播能力与其群落解构时的物种丢失顺序之间存在潜在关联的原因主要有以下四个方面: 第一, 从感染成本和选择宿主的

投资回报比来看,病原体往往更容易感染优势种,而不是稀有种;第二,宿主生物在生长/竞争能力和防御能力之间往往存在权衡(Lind et al, 2013),而优势种往往更可能将有限的资源投入到繁殖、生长、扩散等方面,而在应对病原体感染的防御体系构建中投入不足,最终使得优势种往往更易感(Huang et al, 2013);第三,优势种往往更容易拓殖新的生境(Cadotte et al, 2006),且不太容易从受干扰的宿主群落中丢失,这就导致宿主物种丰富度较低的群落中往往包含有更多疾病传播能力高的物种(Lacroix et al, 2014);第四,高宿主物种丰富度的群落中往往包含有更多稀有种,这些稀有种不仅能够通过易感宿主管制机制降低群落中高疾病传播能力的优势种的多度(Rottstock et al, 2014),而且能够通过相遇率降低机制阻碍病原体在易感宿主之间的传播(Zhu et al, 2000; Liu et al, 2016),并最终触发稀释效应。

通过野外调查(Johnson et al, 2013b),疾病生态学家已经积累了一些支持宿主物种的顺序性丢失是触发稀释效应重要机制的证据。以莱姆病为例,当宿主群落受到外界干扰而导致宿主多样性降低时,疾病传播能力较低的弗吉尼亚负鼠和花栗鼠往往首先丢失,而疾病传播能力较高的白足鼠仍然能够在被干扰的宿主群落中大量存在,进而使得宿主群落的整体疾病传播能力提高,并最终加剧莱姆病在宿主丰富度低的群落中流行(Ostfeld & Keesing, 2000; Keesing et al, 2010)。该现象在两栖类中同样存在。Johnson等(2013b)通过对美国加利福尼亚州345块湿地中24,215个两栖类宿主个体的调查发现:两栖类宿主群落的结构为巢式结构(nested structure),即优势种往往存在于所有的宿主群落中,而稀有种往往只在宿主丰富度较高的群落中出现。对于作为病原体的吸虫*Ribeiroia ondatrae*来说,优势种往往具有较高的疾病传播能力;这就导致低宿主物种丰富的群落中往往包含有更多高疾病传播能力的两栖类物种的个体,加剧了病原体在低宿主物种丰富度的群落中传播。类似的例子在植物群落中也存在。高寒草甸植物群落的宿主植物之间往往存在生长能力和防御能力之间的权衡(Lind et al, 2013),施肥后,由于植物种间的竞争排斥,首先从植物群落中丢失的宿主植物物种往往是株高较矮、生长能力较差,且在自然状态下携带叶片病原真菌

较少的物种(Liu et al, 2017)。这就导致施肥后的宿主植物群落物种丰富度降低,且群落整体的疾病传播能力较高,具有更高的群落水平叶片真菌病害严重度。需要特别注意的是,基于传统的生物多样性-生态系统功能控制实验(如Mitchell et al, 2002; Rottstock et al, 2014; Liu et al, 2016)可能低估稀释效应的强度(即多样性与疾病风险之间负相关性的强度)(Liu et al, 2018)。传统的生物多样性-生态系统功能控制实验往往采取从物种库中随机抽取不同丰富度的物种进行组合的方式构建群落,这种方式忽视了自然界中可能真实存在的物种丢失顺序,存在低估多样性-生态系统功能关系的风险(Wolf & Zavaleta, 2015)。基于对美国加利福尼亚州147块湿地中的两栖类宿主群落的调查,研究人员发现对于*Cephalogonimus americanus*和*Alaria marcinae*两种吸虫所引起的疾病在真实的宿主物种丧失情况下表现为稀释效应;但当宿主物种丧失为随机的情况下则表现为无效应(Johnson et al, 2019)。类似的情形在植物群落中也存在,Liu等(2018)对于高寒草甸植物群落的研究表明,当宿主植物丧失顺序为氮添加所引起的真实物种丧失顺序时,叶片真菌病害表现为稀释效应;但当宿主植物的丧失顺序为随机时,则表现为无效应。除此之外,还有研究表明宿主群落的初始条件能够间接地影响宿主多样性-疾病关系(Halliday et al, 2019),但目前直接将群落构建机制与稀释效应相结合的研究实例仍较少(Rohr et al, 2020)。

通过上述论述,我们很容易发现:多样性与疾病关系相关的研究和生物多样性与生态系统功能研究间存在一定程度的关联。如果将多样性对疾病的稀释效应看作生态系统功能的一种,那么多样性与疾病的关系便可以放在生物多样性与生态系统功能的框架下进行讨论。在生物多样性与生产力研究中,抽样效应和互补效应是两个重要的概念和机制(Loreau & Hector, 2001),在疾病生态学的相关研究中,同样蕴含着抽样和互补效应的身影。不同的宿主植物具有不同的疾病传播能力,群落中是否包含低疾病传播能力的宿主物种,直接影响了群落水平的疾病风险。而群落中不同宿主物种通过物理隔离等机制降低疾病风险(即提高了群落整体的抗病能力),则类似于植物多样性通过互补效应提高生产力。在今后的研究中,系统性地比较多样性与疾

病关系的相关研究和生物多样性与生态系统功能研究之间的异同, 学习借鉴生物多样性与生态系统功能研究领域成熟的概念和研究方法(如抽样和互补效应的分解方法、生物量的时间稳定性等), 可望促进多样性与疾病关系研究的快速发展。

2 宿主多样性 - 疾病关系的主要研究方向

2.1 宿主多样性-疾病关系及其尺度依赖性

当宿主不存在时, 疾病自然也不会存在, 宿主多样性-疾病关系必然起始于坐标轴的原点(因为当宿主多样性为零时, 疾病风险也是零; Wood et al, 2014)。因此, 宿主多样性-疾病之间的关系并不是简单线性的, 往往是非单调的单峰形状的(在宿主范围相对较窄时, 将宿主多样性-疾病关系拟合为线性往往更加符合统计学上的“吝啬原则”)。当宿主生物在生长、竞争和繁殖等方面与其防御能力之间存在权衡时(Lind et al, 2013), 宿主多样性较低的群落中往往包含有更多疾病传播能力高的物种(Johnson et al, 2013b)。当疾病传播能力较高的物种被逐次添加到群落中时(图2a), 宿主多样性-疾病之间为单调的递增关系, 表现为放大效应。而随着宿主多样性的继续增加, 大量稀有且疾病传播能力较低的物种被添加到群落中, 使得群落整体的疾病传播能力呈现降低的趋势, 最终表现为宿主多样性-

疾病之间非单调的单峰关系(Halliday & Rohr, 2019)。在单峰的情况下, 峰值左侧表现为放大效应, 而峰值右侧表现为稀释效应。对某一特定系统而言, 更容易表现出稀释还是放大效应往往取决于宿主多样性-疾病单峰关系的形状究竟是右偏峰(图2b)还是左偏峰(图2c) (Halliday & Rohr, 2019; Rohr et al, 2020)。

因此, 自然界中观察到的宿主生物多样性变化究竟主要发生在峰值的左侧还是右侧, 会直接影响到稀释和放大效应的普遍性(Halliday & Rohr, 2019)。如果自然界中宿主多样性的丧失往往发生在峰值的右侧, 则稀释效应将普遍存在(图2)。观测性研究往往无法涵盖峰值左侧低宿主多样性群落中的情况, 因此容易得出稀释效应的结论(Johnson et al, 2013b; Kilpatrick et al, 2017; 但反例同样存在, 如Liu X et al, 2020)。由于操纵宿主物种丰富度的困难性, 控制性实验往往集中在峰值的左侧, 因此较容易得出放大效应的结论(Halliday et al, 2017; 但反例也同样存在, 如Mitchell et al, 2002)。因此, 无论是基于观测性研究或是控制性实验开展宿主多样性-疾病关系研究都存在盲人摸象、管中窥豹之感。

空间尺度可能也会影响宿主多样性-疾病关系。在较小的局域尺度上, 生物之间的相互作用往往更强(Ricklefs, 1987), 因此宿主多样性对疾病的

图2 宿主多样性与病原体多度之间可能存在的三种关系。(a)单调的渐近线(放大效应); (b)非单调的右偏峰(更容易观察到稀释效应); (c)非单调的左偏峰(更容易观察到放大效应) (获 Fletcher W. Halliday 许可后, 在知识共享 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)协议下, 修改自Halliday & Rohr, 2019)。

Fig. 2 Three hypothetical relationships between host diversity and pathogen abundance. (a) Monotonic asymptotic line (amplification effect); (b) Non-monotonic right-skewed line (mainly dilution effect); (c) Non-monotonic left-skewed line (mainly amplification effect) (Modified from Halliday & Rohr, 2019 under Creative Commons (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), after Fletcher W. Halliday's permission).

稀释效应也较容易观察到;随着空间尺度的增大,生境类型和区域尺度上更为重要的气候因子可能会影响宿主多样性与疾病之间的耦合关系,并最终在较大的空间尺度上削弱甚至反转稀释效应(Johnson PT et al, 2015)。例如,对于两栖类壶菌病、西尼罗河病毒和莱姆病等,在局域尺度上,宿主物种丰富度是预测疾病风险的显著指标;但是在区域尺度上,病原体的分布主要受到气候和人口密度等因子的影响(Cohen et al, 2016)。从稀释效应发生机制的角度理解,非宿主个体间的物理隔离等相遇率降低机制和易感宿主管制机制都往往发生在局域尺度上(Keesing et al, 2006);而由于疾病与宿主多样性之间在大的空间尺度上的协同变化(适宜疾病传播的气候条件往往也能孕育更高的生物多样性),因此在较大的时间或空间尺度范围内可能更容易观察到放大效应(Buck & Perkins, 2018)。这类似于生物入侵中的生物多样性-可入侵性关系(Souza et al, 2011):在局域尺度上,生物间的相互作用导致高生物多样性的群落不易被入侵;但在区域尺度上,本地物种丰富度与入侵物种丰富度之间往往表现为正相关。就宿主多样性-疾病关系的空间依赖性而言,基于205项案例的整合分析表明,相对于区域尺度,局域尺度上确实更容易表现出稀释效应;且宿主多样性-疾病关系的形状在局域尺度上往往表现为右偏峰(Halliday & Rohr, 2019)。这些与空间尺度有关的研究结果提醒我们:生物多样性的效益在局域和区域尺度上可能有所不同,关于生物多样性保护政策的制定也需要将空间尺度考虑进来。

除此之外,还要注意区分病原体丰富度和病原体多度之间的差异。根据生境异质性假说(habitat heterogeneity hypothesis) (Lafferty, 2012),较高的宿主生物多样性会孕育较高的病原体多样性(Kamiya et al, 2014);对于具有较强专一性、营活体营养的病原体更是如此(如锈病菌) (Ostfeld & Keesing, 2017)。病原体和宿主多样性的耦合可能会产生两方面的后果:第一,每种病原体都会感染部分宿主,多种病原体累积的疾病风险会随宿主多样性的增加而增大(Ezenwa & Jolles, 2015),总体上表现为放大效应;第二,虽然每种病原体都会感染部分宿主,但病原体之间相互拮抗,最终导致疾病风险随宿主多样性的增加而降低,总体表现为稀释效应。例如,前文中提到的德国Jena植物生物多样性-生态系统

功能实验,样方内叶片病原真菌的种类随宿主植物物种丰富度的增加而增加,但样方水平叶片真菌病害的发病率却随宿主植物物种丰富度的增加而降低(Rottstock et al, 2014),这可能与植物病理学中的交叉保护现象有关;类似的规律在高寒草甸植物叶片真菌病害(Liu et al, 2016)和两栖类吸虫病(Johnson et al, 2013a)中同样存在。

2.2 宿主多样性-疾病关系的体系依赖性

有研究者认为,由于宿主多样性-疾病关系可能存在一定程度的体系依赖性,因此不应该过分关注稀释效应的普遍性(Randolph & Dobson, 2012; Halsey, 2019)。在这种情景下,阐明稀释效应能够在何种物种、何种生态系统和何时发生显得尤为重要。可喜的是,宿主多样性-疾病关系领域近年来积累了大量的相关研究文献,为研究者进行整合分析提供了条件。基于现有整合分析的结果,我们发现动物疾病(Civitello et al, 2015; Magnusson et al, 2020)和植物病害(Liu X et al, 2020)表现出了显著的稀释效应;而人畜共患病则未表现出显著的稀释效应(Salkeld et al, 2013; Wood et al, 2017; Vadell et al, 2020)。稀释效应强度在不同体系间存在的显著差异,可能来自于体系本身的内在属性,也可能来自于不同体系中常用的实验类型(Liu X et al, 2020)、病原体类型(Huang et al, 2017)、空间尺度(Halliday & Rohr, 2019)和发表的偏好性(Salkeld et al, 2013)。此外,还有研究证实高宿主多样性可能带来更多新发传染病的潜在威胁(Johnson CK et al, 2015),这使我们不得不面对一个残酷的现实:虽然宿主多样性对疾病的稀释效应能够有助于保持自然生态系统的健康,但是就人类健康而言,生物多样性带来的却不一定全是好处(有研究者持不同意见,如Ostfeld & Keesing, 2017)。

稀释效应的体系依赖性不仅存在于植物病害、动物疾病和人畜共患病中,也同样存在于生态系统类型、病原体生活史和疾病传输类型中(Liu X et al, 2020)。以植物病害为例,草本植物生长周期相对较短,且株高、生物量等相对较小;这些特征与木本植物显著不同。对木本植物而言,宿主个体中病原体多度更多地受到其宿主植物本身的属性(species identity),或者是邻居个体属性的强烈影响(Hantsch et al, 2014)。此外,因为木本植物体型较大,所以容易促进自体感染(autoinfection),这会在一定程度上

抵消群落整体宿主多样性对病原体多度的稀释效应, 进而强调宿主植物自身属性的重要性(Dillen et al, 2016)。整合分析发现草本植物群落中存在显著的稀释效应, 但是在木本植物群落中宿主植物多样性与病害之间并无显著关系(Liu X et al, 2020)。除此之外, 具有不同特征的病原体之间, 其稀释效应的强度可能也有所差异(Huang et al, 2017)。一些病原体(如锈病菌)营活体营养, 只能在宿主体内完成整个生活史, 且宿主范围相对较窄(García-Guzmán & Wennström, 2001)。但是多数植物病原体(如引起绝大多数叶斑病的病原体)为死体营养型寄生物, 且具有较宽的宿主范围。Liu X等(2020)基于整合分析发现, 活体营养型寄生物, 而非死体营养型寄生物, 存在显著的稀释效应。

稀释效应具有体系依赖性的另一重要体现是宿主多样性-疾病关系的纬度格局。以植物病害为例, 降水、光照、温度和植物物种丰富度等均与纬度有关联; 同时这些因子又都会影响病原体多度(Roy et al, 2004)或植物与病原体的相互作用(Helfer, 2014)。基于来自6个欧洲国家的209个不同树种丰富度的样方内叶片真菌病害发生率的调查, Nguyen等(2016)发现, 高纬度地区树种丰富度与叶片真菌病害发生率之间往往呈正相关, 但在中纬度地区表现为无显著相关。此外, 整合分析发现, 在北半球, 宿主植物多样性与病害之间的关系在中低纬度(33.97° N)时往往发生稀释效应, 但在高纬度(62.61° N)时往往发生放大效应, 表现出明显的纬度格局(Liu X et al, 2020)。稀释效应随纬度的增加而减弱的格局与前人发现的同种植物负密度依赖强度的纬度格局相对应(LaManna et al, 2017), 就像硬币的正反面, 都反映出种间相互作用强度的纬度格局(Roslin et al, 2017)。然而, 对于动物疾病, 有整合分析发现稀释效应存在温带地区较强、而热带和亚热带地区较弱的格局(Magnusson et al, 2020)。这可能是由于动物和植物病原体在全球尺度上分布的不一致性所导致的: 动物病原体的丰富度沿纬度呈现出均匀分布的特点(Magnusson et al, 2020), 但动物宿主、植物病原体和植物宿主的丰富度趋势相同, 均呈现出随纬度增加而降低的格局(Blackwell, 2011)。

2.3 生物多样性指标与宿主多样性-疾病关系

对宿主群落而言, 其多样性不仅表现为物种数量的多寡(物种丰富度), 而且还包括物种在功能(功

能多样性)和谱系(系统发育多样性)上的差异。然而在生物多样性-疾病关系的研究中, 研究者往往过度关注物种丰富度而忽视功能多样性和系统发育多样性对疾病风险的影响。实际上, 生物多样性的度量方式也包括丰富度和均匀度等多个方面(Chen & Zhou, 2015), 并涉及功能群(宿主、竞争者和非宿主)和营养级(捕食者、寄生者和竞争者)关系等(Johnson PT et al, 2015; Su et al, 2020)。近期有研究发现, 无论是宿主群落的均匀度(Miller & Huppert, 2013)、功能多样性(Chen & Zhou, 2015), 还是系统发育多样性(Parker et al, 2015; Liu et al, 2016; Huang et al, 2019), 均对宿主多样性-疾病关系具有深刻影响; 而其中的系统发育稀释效应更是引起了生态学家的广泛关注。

病原体对宿主生物的感染会引起宿主免疫系统的响应。以植物为例, 其次生代谢物被认为起到重要作用。几乎所有的植物都能够产生一系列的次生代谢物, 如萜类化合物、生物碱、甾醇和多酚等(Liu M et al, 2020), 以抵御病原体的侵入(Dong & Wang, 2016)。如现代月季中酚类物质含量的增加能够显著地降低月季白粉病菌(*Podosphaera pannosa*)引发病害的严重度(Shetty et al, 2011)。需要注意的是, 不同宿主物种内上述这些次生代谢物的种类和含量具有高度的系统发育保守性(Gilbert & Parker, 2016)。因此植物的系统发育距离在一定程度上能够表征不同植物物种对不同种类病原体的抗病和感病能力(Parker et al, 2015)。植物防御体系与病原体之间在分子水平的协同进化和次生代谢物水平的相互作用可以尺度推移到不同的植物物种和不同的病原体之间(Thompson, 1999)。基于美国农业部数据库“植物-病原真菌”互作数据集(Gilbert et al, 2012)、巴拿马BCI大样地中不同树木上叶片病原真菌的交互接种实验(Gilbert & Webb, 2007)和我国广东黑石顶的树木幼苗控制性实验(Liu et al, 2012; Liang et al, 2019)证实, 同一种病原体能够同时感染两种宿主植物的概率随两种宿主植物之间亲缘关系的增加而降低。这些案例提示我们, 在评价宿主多样性与疾病之间的关系时, 不能忽略宿主和病原体的系统发育。

基于美国加利福尼亚州草原的控制性实验, 研究人员证实使用邻体植物到目标植物之间的系统发育距离加权邻体植物在样方中的多度, 能够较好

地预测目标植物的病害严重度(Parker et al, 2015)。进一步地, Liu等(2016)在青藏高原高寒草甸中设置植物物种丰富度梯度, 在保持宿主植物物种丰富度一致的前提下, 发现群落水平叶片真菌病害严重度随群落系统发育多样性的增加而降低, 即存在显著的“系统发育稀释效应”。类似的规律对家畜传染病和N5H1流感也适用, 通过对非洲大陆不同区域野生动物群落多样性指标、家畜密度进行调查, 并结合19种家畜传染病是否出现和家畜传染病病原体丰富度进行的综合分析证实: 标准化的野生动物群落平均系统发育配对距离与家畜传染病是否出现和病原体的丰富度均呈现显著的负相关(Wang et al, 2019)。对欧洲的鸟类群落而言, 包含有更多高风险鸟类物种且鸟类物种之间系统发育关系较近的群落暴发H5N1禽流感的风险越高(Huang et al, 2019)。这进一步证实系统发育稀释效应可能在动植物疾病中存在一定的普适性。实际上, 系统发育多样性本身就包含了与宿主生物防御物质、宿主生物的免疫响应、宿主易感性、宿主疾病传播能力等指标相关的一系列信息(Gilbert & Webb, 2007; Srivastava et al, 2012), 在群落水平综合宿主和病原体各自的系统发育关系进行分析, 或许能够揭示出更多的疾病生态学基本规律。

3 宿主多样性 - 疾病关系研究中存在的争议与批判

自稀释效应概念提出以来(Ostfeld & Keesing, 2000; Keesing et al, 2006), 关于稀释效应发生的普遍性(Wood & Lafferty, 2013)、发生条件(Randolph & Dobson, 2012)、疾病风险和宿主多样性的度量指标(陈立范, 2016; Knutie et al, 2017)、对相关性本身的过分关注(Halsey, 2019)、发表偏好性(Salkeld et al, 2013)等便引发了一定的争议。甚至一度引发了以Richard Ostfeld和Felicia Keesing为代表的支持稀释效应的生态学家与以Sarah Randolph (已退休)、Chelsea Wood和Kevin Lafferty为代表的批判稀释效应的生态学家之间的论战。真理越辨越明, 相关的争论以评论和回复的形式连续刊登在学术刊物上(Randolph & Dobson, 2012; Ostfeld, 2013; Randolph, 2013; Wood & Lafferty, 2013; Ostfeld & Keesing, 2013; Lafferty & Wood, 2013), 这些争论深化了我们对稀释效应的认识, 并为理清稀释效应可能的发

生机制和潜在适用性提供了很好的切入点。其中, Parasite Ecology (<https://parasiteecology.wordpress.com/>)网站是适合疾病生态学领域入门者浏览的重要信息门户, 该网站的多篇博文曾对相关论战作了精彩的描述。

在有关稀释效应的研究案例中, 莱姆病受到了极大地关注, 这可能与提出稀释效应假说的科学家本身就是从事莱姆病研究的工作者有关。对稀释效应持批判意见的学者首先对稀释效应发生的先决条件进行了质疑, 他们认为, 随着宿主多样性的增加, 传播媒介(蜱虫)携带病原体的比例(prevalence)可能降低, 但蜱虫的密度也会随宿主多样性的增加而增加, 这会最终增加人类患莱姆病的风险, 因为蜱虫的密度和携带病原体的比例两方面共同决定了人类被感染的概率(Randolph & Dobson, 2012)。而Ostfeld (2013)则认为, 没有证据证实宿主多样性增加会导致蜱虫密度的增加, 甚至, 增加宿主多样性可能通过增加蜱虫的被捕食率来降低蜱虫密度。此外, 批判者认为稀释效应往往是自然界中的特例, 对于莱姆病, 如果疾病传播能力最高的白足鼠并不广泛存在于宿主丰富度较低的群落中, 则稀释效应便不可能发生(Randolph & Dobson, 2012; Randolph, 2013)。但是近年来的实验研究证实, 宿主的疾病传播能力与群落解构时物种丢失顺序之间的关系也同样存在于两栖类(Johnson et al, 2013b)和植物(Lacroix et al, 2014; Liu et al, 2017)中, 宿主生物生长、繁殖能力与防御能力之间的权衡可能是导致此现象能够普遍存在的重要机制。此外, 批判者还认为稀释效应的发生与否依赖于空间尺度, 当森林完全被农田或城市用地取代时, 人类患莱姆病的概率将无限接近于零, 故宿主多样性-疾病关系必然起始于坐标轴的原点, 因此, 相比于稀释效应, 放大效应才应该是普遍存在的(Wood & Lafferty, 2013; Lafferty & Wood, 2013)。而且在Ostfeld等人的莱姆病研究系统中, 宿主生物多样性与生境破碎化程度紧密关联, 即受干扰越大、破碎化程度越高的森林中宿主生物多样性越低, 疾病传播能力较高的白足鼠广泛存在于宿主丰富度较低群落的主要原因是其不太易受到生境破碎化的影响(Wood & Lafferty, 2013)。

稀释效应在结果报道的偏好性方面也受到部分研究者的批判。批评者认为稀释效应的支持者往

往倾向于设计支持稀释效应的实验,并尽可能地通过模型研究得出支持稀释效应的结论;甚至会对本应该是支持无效应或者放大效应的数据集使用不恰当的统计方法,以获取支持稀释效应的实例(Randolph & Dobson, 2012)。例如,在Ostfeld等(2006)进行的一项研究中,支持稀释效应的作者们忽视掉气候、实验设计和异常点等对结果的潜在影响,以尽可能地寻找支持稀释效应的证据(Randolph & Dobson, 2012)。除此之外,稀释效应的支持者过分关注宿主多样性与疾病之间的相关性,而非内在的机制;过分关注宿主物种丰富度本身,而非宿主群落的物种组成和结构(Randolph, 2013; Wood & Lafferty, 2013)。甚至,有疾病生态学领域的青年学者感叹:“从事相关课题的研究意味着你必须选边站队,支持或反对稀释效应;在稀释效应领域具有发言权的依旧是那些老面孔(主要指Richard Ostfeld和Felicia Keesing),很少有新人愿意进入该领域”(Halsey, 2019)。这些批评意见确实一定程度上反映出稀释效应研究的现状。

随着越来越多整合分析研究的发表和部分批判者的退休,这场争论逐渐有平息的趋势。Salkeld等(2013)基于16项相关研究的整合分析发现人畜共患病并未表现出稀释效应;但随后的多项整合分析证实了稀释效应在动物疾病和植物病害中普遍存在(Civitello et al, 2015; Huang et al, 2017; Magnusson et al, 2020; Liu X et al, 2020)。但与此同时,更多针对人畜共患病的整合分析研究并不支持稀释效应(Wood et al, 2017; Vadell et al, 2020),甚至认为宿主多样性与疾病之间存在放大效应(Wood et al, 2014)。总体来看,两栖类壶菌病(Searle et al, 2011)和吸虫病(Johnson et al, 2013b),以及草地植物群落的大麦黄矮病毒(Lacroix et al, 2014)和叶片真菌病(Rottstock et al, 2014; Liu et al, 2016)为揭示稀释效应的发生机制提供了更加丰富的证据;但人畜共患病似乎并不存在稀释效应。现在看来,莱姆病系统是阐述稀释效应现象的极佳系统,但其本身的特殊性导致稀释效应曾一度难以推广到其他系统中;而越来越多来自其他系统的研究实例证明稀释效应确实存在多个系统中存在,是具有一定普适性的(Civitello et al, 2015)。同时,支持稀释效应的学者也逐渐将研究重点放在稀释效应的发生机制方面(Johnson et al, 2013b),并承认宿主多样性-疾病关

系的方向和强度存在体系依赖性(Liu X et al, 2020),受到空间尺度(Buck & Perkins, 2018; Halliday & Rohr, 2019)、生物多样性的度量指标(Chen & Zhou, 2015)、疾病的度量方式(Rohr et al, 2020)和纬度梯度(Magnusson et al, 2020)等因素的综合影响。

4 研究展望

宿主多样性-疾病关系是疾病生态学关注的核心问题之一。大量实验证据支持稀释效应在自然生态系统中存在,但是我们仍对稀释效应的发生条件、稀释效应在生态系统中的作用、全球变化对稀释效应的影响等问题认识模糊,这可能是该领域今后研究的主要科学问题。除此之外,在新发传染病对人类社会产生重大影响的今天,将疾病生态学与进化生物学、公共卫生与预防医学和公共管理学作进一步结合,不仅能够产生新的学科增长点,而且有助于解决公共卫生领域的重大现实问题。以下对稀释效应今后的研究方向作简要展望。

(1)体系依赖与稀释效应:病原体和宿主生物均可能影响稀释效应的发生。病原体所具有的某些性状(如营养型)可能与稀释效应的发生与否息息相关,有研究证实活体营养型病原体所导致的疾病更容易发生稀释效应(Liu X et al, 2020)。但是,除营养型外,病原体的其他性状是否也影响宿主生物多样性-疾病关系?目前我们仍知之甚少。另一方面,如果宿主生物本身在易感和传染能力上存在差异,那么稀释效应既有可能是由少数特定宿主物种产生的(类似于多样性-生产力关系中的抽样效应),也可能是由于宿主物种丰富度本身产生的(类似于补偿效应)。除此之外,在较大的空间尺度上,疾病与宿主多样性之间可能存在协同变化(Buck & Perkins, 2018)。因此,在今后的研究中阐明不同体系产生不同宿主多样性-疾病关系的潜在机制具有重要意义。

(2)稀释效应与物种共存:病原体在危害宿主个体健康的同时,也可能起到维持宿主群落物种多样性的作用(Mordecai, 2011; 反例同样存在,如Uricchio et al, 2019)。根据当代物种共存理论,当物种间的生态位差异大于平均适合度差异时,物种才能够稳定共存(Chesson, 2000)。对于存在稀释效应的宿主群落而言,病原体往往能够降低较低物种丰富度群落中优势宿主物种的适合度(Mitchell et al, 2002),进而通过稳定化机制维持物种共存。从广义

上讲, Janzen-Connell效应(Janzen, 1970)、植物-土壤负反馈(Bever, 1994)、同种负密度制约(Chen et al, 2019)、病原体介导的植物多样性-生产力关系(Schnitzer et al, 2011)和稀释效应都强调病原体可能通过更多地损害优势宿主物种的方式产生稀有种优势, 进而促进宿主物种共存。除此之外, 宿主物种之间广泛存在的生活史权衡可能通过降低物种之间适合度差异的方式促进物种共存(Lind et al, 2013); 而竞争、生长和繁殖能力与对病原体抵抗能力之间的生活史权衡被认为是引起稀释效应的重要机制(Huang et al, 2013), 所以稀释效应与维持物种共存的均等化机制之间可能也存在着重要关联。总之, 稀释效应与宿主物种共存之间千丝万缕的联系有待于进一步的理论和实验研究去揭示。

(3)全球变化对稀释效应的影响: 包括CO₂浓度升高、增温、降水格局改变和氮沉降加剧在内的一系列全球变化因子显著地影响着生态系统过程。特别地, 全球变化因子可能通过影响病原体和宿主群落的方式最终影响宿主多样性-疾病关系(Altizer et al, 2013)。一方面, 全球变化因子可能通过促进病原体生长、缩短繁殖间隔、增强繁殖能力等方式增加疾病风险(Harvell et al, 2002; Liu et al, 2019)。另一方面, 全球变化因子也可能改变宿主生物对病原体的抗性和耐受性; 或直接改变宿主群落结构和物种丰富度(Klein et al, 2004)。但目前仍缺乏全球变化因子对稀释效应影响的相关实证性研究。

(4)稀释效应与进化: 病原体与宿主之间在长期的相互作用中形成了协同进化关系。例如, 植物防御体系和病原体的致病性均具有较强的系统发育保守性(Gilbert & Parker, 2016), 这种保守性体现在病原体关联分子模式识别和病原体效应分子识别两个方面; 病原生物的效应分子和植物免疫系统之间上演着激烈的“军备竞赛”(Ma et al, 2017)。正所谓“人不能两次踏进同一条河流”, 在宿主多样性-疾病关系相关的研究中, 需要时刻以动态的、进化的视角考虑相关问题才可能更接近于事实的本质。根据红皇后假说(Red Queen hypothesis)的预测, 在单宿主-单病原体系统中, 通过有性繁殖和基因突变, 源源不断产生的宿主基因型多样性能够降低疾病风险(Lively, 2010)。类似地, 以进化的视角看多宿主-多病原体系统, 增加宿主多样性意味着总等位基因数量的增加, 这将最终改变群落水平病原体

的总感染能力, 形成所谓的“红皇后群落”(Clay et al, 2008)。可以预测, 结合进化研究宿主多样性-疾病关系很可能是今后重要的研究方向。

(5)稀释效应与政策制定: 疾病生态学是一门实用性很强的科学, 其出发点和归结点都是保护人类和生态系统的健康, 许多直接关系到政策制定的实用性问题亟需解决。例如, 城市化进程和土地利用方式的改变是否会影响宿主多样性-疾病关系? 国家和社会更愿意接受单一疾病较高的风险, 还是多种疾病较低的风险(Rohr et al, 2020)? 保护生物多样性究竟能在多大程度上使人类免受疾病威胁? 据此可以统筹投入到公共医疗和生物多样性保护中的资金。宿主多样性可能降低疾病风险(对人畜共患病似乎不是如此), 但多样性同时也可能为新发传染病提供“温床”; 采用何种生物多样性保护策略才能最大化地发挥稀释效应的功能, 并尽可能地降低新发传染病的暴发风险(Ostfeld & Keesing, 2017)?

在人类对生态系统的干扰不断加大, 生物多样性丧失日益加剧的今天, 阐明生物多样性与疾病风险之间的关系对公众健康、生态系统功能维持, 以及公共政策制定具有重要意义。当前我国已经在公共卫生与预防医学等方面储备了一支较强的科研队伍, 但是在疾病生态学领域的研究力量却极其薄弱。美国生态学年会一直设置有疾病生态学分会场, 包含数十个口头报告和数十张海报; 而国内介绍疾病生态学研究进展的中文文献仍极少, 甚至大量疾病生态学领域的专业词汇都缺乏对应的中文翻译。而唯有掌握疾病生态学的基础知识, 才能够彻底认清人畜共患传染病的起、因、后、果, 防患于未然, 从而将危害人类的潜在病原体扼杀在摇篮中。谨以此文粗略介绍疾病生态学中重要的研究领域——生物多样性与疾病风险之间的关系, 希冀国内同行能够更多地关注疾病生态学中重要的科学问题。

参考文献

- Altizer S, Ostfeld RS, Johnson PT, Kutz S, Harvell CD (2013) Climate change and infectious diseases: From evidence to a predictive framework. *Science*, 341, 514–519.
- Bever JD (1994) Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, 75, 1965–1977.
- Blackwell M (2011) The Fungi: 1, 2, 3... 5.1 million species?

- American Journal of Botany, 98, 426–438.
- Buck JC, Perkins SE (2018) Study scale determines whether wildlife loss protects against or promotes tick-borne disease. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20180218.
- Cadotte MW, Mai DV, Jantz S, Collins MD, Keele M, Drake JA (2006) On testing the competition-colonization trade-off in a multispecies assemblage. *The American Naturalist*, 168, 704–709.
- Chen L, Swenson NG, Ji N, Mi X, Ren H, Guo L, Ma K (2019) Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 366, 124–128.
- Chen LF, Zhou SR (2015) A combination of species evenness and functional diversity is the best predictor of disease risk in multihost communities. *The American Naturalist*, 186, 755–765.
- Chen LF (2016) Theoretical Study on Biodiversity–Disease Relationship. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [陈立范 (2016) 生物多样性–疾病关系的理论研究. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Civitello DJ, Cohen J, Fatima H, Halstead NT, Liriano J, McMahon TA, Ortega CN, Sauer EL, Sehgal T, Young S, Rohr JR (2015) Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 8667–8671.
- Clay CA, Lehmer EM, Jeor SS, Dearing MD (2009) Testing mechanisms of the dilution effect: Deer mice encounter rates, Sin Nombre virus prevalence and species diversity. *EcoHealth*, 6, 250–259.
- Clay K, Reinhart K, Rudgers J, Tintjer T, Koslow J, Flory SL (2008) Red Queen Communities. In: *Infectious Disease Ecology: Effects of Ecosystems on Disease and of Disease on Ecosystems* (eds Ostfeld RS, Felicia K, Eviner VT), pp. 145–178. Princeton University Press, Princeton.
- Cohen JM, Civitello DJ, Brace AJ, Feichtinger EM, Ortega CN, Richardson JC, Sauer EL, Liu X, Rohr JR (2016) Spatial scale modulates the strength of ecological processes driving disease distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, E3359–E3364.
- Dillen M, Verheyen K, Smit C (2016) Identity rather than richness drives local neighbourhood species composition effects on oak sapling growth in a young forest. *Forest Ecology and Management*, 380, 274–284.
- Dobson AP (2004) Population dynamics of pathogens with multiple host species. *The American Naturalist*, 164, S64–S78.
- Dong S, Wang Y (2016) Nudix effectors: A common weapon in the arsenal of plant pathogens. *PLoS Pathogens*, 12, e1005704.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Ezenwa VO, Jolles AE (2015) Opposite effects of anthelmintic treatment on microbial infection at individual versus population scales. *Science*, 347, 175–177.
- García-Guzmán G, Wennström A (2001) Interactions between two rust fungi and their host plant *Anemone nemorosa*. *Ecography*, 24, 25–32.
- Gilbert GS, Webb CO (2007) Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 4979–4983.
- Gilbert GS, Magarey R, Suiter K, Webb CO (2012) Evolutionary tools for phytosanitary risk analysis: Phylogenetic signal as a predictor of host range of plant pests and pathogens. *Evolutionary Applications*, 5, 869–878.
- Gilbert GS, Parker IM (2016) The evolutionary ecology of plant disease: A phylogenetic perspective. *Annual Review of Phytopathology*, 54, 549–578.
- Halliday FW, Heckman RW, Wilfahrt PA, Mitchell CE (2017) A multivariate test of disease risk reveals conditions leading to disease amplification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20171340.
- Halliday FW, Heckman RW, Wilfahrt PA, Mitchell CE (2019) Past is prologue: Host community assembly and the risk of infectious disease over time. *Ecology Letters*, 22, 138–148.
- Halliday FW, Rohr JR (2019) Measuring the shape of the biodiversity–disease relationship across systems reveals new findings and key gaps. *Nature Communications*, 10, 5032.
- Halsey S (2019) Defuse the dilution effect debate. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 145.
- Hantsch L, Bien S, Radatz S, Braun U, Auge H, Bruehlheide H (2014) Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation. *Journal of Ecology*, 102, 1673–1687.
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296, 2158–2162.
- Helfer S (2014) Rust fungi and global change. *New Phytologist*, 201, 770–780.
- Huang ZY, de Boer WF, van Langevelde F, Olson V, Blackburn TM, Prins HH (2013) Species' life-history traits explain interspecific variation in reservoir competence: A possible mechanism underlying the dilution effect. *PLoS ONE*, 8, e54341.
- Huang ZY, Yu Y, van Langevelde F, de Boer WF (2017) Does the dilution effect generally occur in animal diseases? *Parasitology*, 144, 823–826.
- Huang ZY, Xu C, van Langevelde F, Ma Y, Langendoen T, Mundkur T, Si Y, Tian H, Kraus RHS, Gilbert M, Han G, Ji X, Prins HHT, de Boer WF (2019) Contrasting effects of host species and phylogenetic diversity on the occurrence of

HPAI H5N1 in European wild birds. *Journal of Animal Ecology*, 88, 1044–1053.

- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Johnson CK, Hitchens PL, Evans TS, Goldstein T, Thomas K, Clements A, Joly DO, Wolfe ND, Daszak P, Karesh WB, Mazet JK (2015) Spillover and pandemic properties of zoonotic viruses with high host plasticity. *Scientific Reports*, 5, 14830.
- Johnson PT, Thielges DW (2010) Diversity, decoys and the dilution effect: How ecological communities affect disease risk. *Journal of Experimental Biology*, 213, 961–970.
- Johnson PT, Preston DL, Hoverman JT, LaFonte BE (2013a) Host and parasite diversity jointly control disease risk in complex communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 16916–16921.
- Johnson PT, Preston DL, Hoverman JT, Richgels KL (2013b) Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature*, 494, 230–233.
- Johnson PT, Ostfeld RS, Keesing F (2015) Frontiers in research on biodiversity and disease. *Ecology Letters*, 18, 1119–1133.
- Johnson PT, Calhoun DM, Riepe T, McDevitt-Galles T, Koprivnikar J (2019) Community disassembly and disease: Realistic—but not randomized—biodiversity losses enhance parasite transmission. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20190260.
- Kamiya T, O'Dwyer K, Nakagawa S, Poulin R (2014) Host diversity drives parasite diversity: Meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography*, 37, 689–697.
- Keesing F, Holt RD, Ostfeld RS (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9, 485–498.
- Keesing F, Belden LK, Daszak P, Dobson A, Harvell CD, Holt RD, Hudson P, Jolles A, Jones KE, Mitchell CE, Myers SS, Bogich T, Myers SS (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*, 468, 647–652.
- Kilpatrick AM, Daszak P, Jones MJ, Marra PP, Kramer LD (2006) Host heterogeneity dominates West Nile virus transmission. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2327–2333.
- Kilpatrick AM, Salkeld DJ, Titcomb G, Hahn MB (2017) Conservation of biodiversity as a strategy for improving human health and well-being. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160131.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2004) Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 7, 1170–1179.
- Knutie SA, Wilkinson CL, Kohl KD, Rohr JR (2017) Early-life disruption of amphibian microbiota decreases later-life resistance to parasites. *Nature Communications*, 8, 86.
- Lacroix C, Jolles A, Seabloom EW, Power AG, Mitchell CE, Borer ET (2014) Non-random biodiversity loss underlies predictable increases in viral disease prevalence. *Journal of the Royal Society Interface*, 11, 20130947.
- Lafferty KD (2012) Biodiversity loss decreases parasite diversity: Theory and patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 2814–2827.
- Lafferty KD, Wood CL (2013) It's a myth that protection against disease is a strong and general service of biodiversity conservation: Response to Ostfeld and Keesing. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 503–504.
- LaManna JA, Mangan SA, Alonso A, Bourg NA, Brockelman WY, Bunyavechewin S, Chang L, Chiang J, Chuyong GB, Clay K, Condit R, Cordell S, Davies SJ, Furniss TJ, Giardina CP, Gunatilleke IA, Gunatilleke CS, He F, Howe RW, Hubbell SP, Hsieh C, Inman-Narahari FM, Janík D, Johnson DJ, Kenfack D, Korte L, Král K, Larson AJ, Lutz JA, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe HR, Nathalang A, Novotny V, Ong PS, Orwig DA, Ostertag R, Parker GG, Phillips RP, Sack L, Sun I, Tello JS, Thomas DW, Turner BL, Díaz DV, Vrška T, Weiblen GD, Wolf A, Yap S, Myers JA (2017) Plant diversity increases with the strength of negative density dependence at the global scale. *Science*, 356, 1389–1392.
- Liang M, Liu X, Parker IM, Johnson D, Zheng Y, Luo S, Gilbert GS, Yu S (2019) Soil microbes drive phylogenetic diversity–productivity relationships in a subtropical forest. *Science Advances*, 5, eaax5088.
- Lind EM, Borer E, Seabloom E, Adler P, Bakker JD, Blumenthal DM, Crawley M, Davies K, Firn J, Gruner DS, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Knops J, Melbourne B, Mortensen B, Risch AC, Schuetz M, Stevens C, Wragg PD (2013) Life-history constraints in grassland plant species: A growth-defence trade-off is the norm. *Ecology Letters*, 16, 513–521.
- Liu M, Pan X, Zhang Z, van Kleunen M, Li B (2020) Testing the shifting defense hypothesis for constitutive and induced resistance and tolerance. *Journal of Pest Science*, 93, 355–364.
- Liu X, Lyu SM, Zhou SR, Bradshaw CJA (2016) Warming and fertilization alter the dilution effect of host diversity on disease severity. *Ecology*, 97, 1680–1689.
- Liu X, Lyu SM, Sun DX, Bradshaw CJA, Zhou SR (2017) Species decline under nitrogen fertilization increases community-level competence of fungal diseases. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20162621.
- Liu X, Chen F, Lyu SM, Sun DX, Zhou SR (2018) Random species loss underestimates dilution effect of host diversity on fungal diseases under fertilization. *Ecology and Evolution*, 8, 1705–1713.
- Liu X, Ma ZY, Cadotte MW, Chen F, He J-S, Zhou SR (2019)

- Warming affects foliar fungal diseases more than precipitation in a Tibetan alpine meadow. *New Phytologist*, 221, 1574–1584.
- Liu X, Chen LF, Liu M, Huang MJ, Zhou SR (2020) Dilution effect of plant diversity on infectious diseases: Latitudinal trend and biological context dependence. *Oikos*, 129, 457–465.
- Liu XB, Liang MX, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C, Yu SX (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, 15, 111–118.
- Lively CM (2010) The effect of host genetic diversity on disease spread. *The American Naturalist*, 175, E149–E152.
- LoGiudice K, Ostfeld RS, Schmidt KA, Keesing F (2003) The ecology of infectious disease: Effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 567–571.
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Ma Z, Zhu L, Song T, Wang Y, Zhang Q, Xia Y, Qiu M, Lin Y, Li H, Kong L, Fang Y, Ye W, Wang Y, Dong S, Zheng X, Tyler BM, Wang Y (2017) A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor. *Science*, 355, 710–714.
- Magnusson M, Fischhoff IR, Ecke F, Hörnfeldt B, Ostfeld RS (2020) Effect of spatial scale and latitude on diversity–disease relationships. *Ecology*, 101, e02955.
- Miller E, Huppert A (2013) The effects of host diversity on vector-borne disease: The conditions under which diversity will amplify or dilute the disease risk. *PLoS ONE*, 8, e80279.
- Mitchell CA, Tilman D, Groth JV (2002) Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology*, 83, 1713–1726.
- Mordecai EA (2011) Pathogen impacts on plant communities: Unifying theory, concepts, and empirical work. *Ecological Monographs*, 81, 429–441.
- Nguyen D, Castagneryol B, Bruelheide H, Bussotti F, Guyot V, Jactel H, Jaroszewicz B, Valladares F, Stenlid J, Boberg J (2016) Fungal disease incidence along tree diversity gradients depends on latitude in European forests. *Ecology and Evolution*, 6, 2426–2438.
- Ostfeld RS, Keesing F (2000) Biodiversity and disease risk: The case of Lyme disease. *Conservation Biology*, 14, 722–728.
- Ostfeld RS, Canham CD, Oggenfuss K, Winchcombe RJ, Keesing F (2006) Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLoS Biology*, 4, 1058–1068.
- Ostfeld RS, Keesing F (2012) Effects of host diversity on infectious disease. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 43, 157–182.
- Ostfeld RS (2013) A Candide response to Panglossian accusations by Randolph and Dobson: Biodiversity buffers disease. *Parasitology*, 140, 1196–1198.
- Ostfeld RS, Keesing F (2013) Straw men don't get Lyme disease: Response to Wood and Lafferty. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 502–503.
- Ostfeld RS, Keesing F (2017) Is biodiversity bad for your health? *Ecosphere*, 8, e01676.
- Parker IM, Saunders M, Bontrager M, Weitz AP, Hendricks R, Magarey R, Suiter K, Gilbert GS (2015) Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. *Nature*, 520, 542–544.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Peter HR, Callum MR, Sexton JO (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344, 1246752.
- Power AG (1987) Plant community diversity, herbivore movement, and an insect-transmitted disease of maize. *Ecology*, 68, 1658–1669.
- Randolph SE, Dobson AD (2012) Pangloss revisited: A critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology*, 139, 847–863.
- Randolph SE (2013) Commentary on 'A Candide response to Panglossian accusations by Randolph and Dobson: Biodiversity buffers disease' by Dr. R. Ostfeld. *Parasitology*, 140, 1199–1200.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rohr JR, Civitello DJ, Halliday FW, Hudson PJ, Lafferty KD, Wood CL, Mordecai EA (2020) Towards common ground in the biodiversity–disease debate. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 24–33.
- Roslin T, Hardwick B, Novotny V, Petry WK, Andrew NR, Asmus A, Barrio IC, Basset Y, Boesing AL, Bonebrake TC, Cameron EK, Dáttilo W, Donoso DA, Drozd P, Gray CL, Hik DS, Hill SJ, Hopkins T, Huang S, Koane B, Laird-Hopkins B, Laukkanen L, Lewis OT, Milne S, Mwesige I, Nakamura A, Nell CS, Nichols E, Prokurat A, Sam K, Schmidt NM, Slade A, Slade V, Suchanková A, Teder T, van Nouhuys S, Vandvik V, Weissflog A, Zhukovich V, Slade EM (2017) Higher predation risk for insect prey at low latitudes and elevations. *Science*, 356, 742–744.
- Rottstock T, Joshi J, Kummer V, Fischer M (2014) Higher plant diversity promotes higher diversity of fungal pathogens, while it decreases pathogen infection per plant. *Ecology*, 95, 1907–1917.
- Roy BA, Güsewell S, Harte J (2004) Response of plant pathogens and herbivores to a warming experiment. *Ecology*, 85, 2570–2581.
- Rudolf VH, Antonovics J (2005) Species coexistence and pathogens with frequency-dependent transmission. *The American Naturalist*, 166, 112–118.

- Salkeld DJ, Padgett KA, Jones JH (2013) A meta-analysis suggesting that the relationship between biodiversity and risk of zoonotic pathogen transmission is idiosyncratic. *Ecology Letters*, 16, 679–686.
- Schnitzer SA, Klironomos JN, HilleRisLambers J, Kinkel LL, Reich PB, Xiao K, Rillig MC, Sikes BA, Callaway RM, Mangan SA, van Nes EH (2011) Soil microbes drive the classic plant diversity–productivity pattern. *Ecology*, 92, 296–303.
- Searle CL, Biga LM, Spatafora JW, Blaustein AR (2011) A dilution effect in the emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 16322–16326.
- Service MW (1991) Agricultural development and arthropod-borne diseases: A review. *Revista de Saúde Pública*, 25, 167–178.
- Shetty R, Fretté X, Jensen B, Shetty NP, Jensen JD, Jørgensen HJL, Newman M, Christensen LP (2011) Silicon-induced changes in antifungal phenolic acids, flavonoids, and key phenylpropanoid pathway genes during the interaction between miniature roses and the biotrophic pathogen *Podosphaera pannosa*. *Plant Physiology*, 157, 2194–2205.
- Souza L, Bunn WA, Simberloff D, Lawton RM, Sanders NJ (2011) Biotic and abiotic influences on native and exotic richness relationship across spatial scales: Favourable environments for native species are highly invisable. *Functional Ecology*, 25, 1106–1112.
- Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AAM, Marushia RG, Mirotchnick N (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637–648.
- Su M, Yang Y, Hui C (2020) How intraguild predation affects the host diversity–disease relationship in a multihost community. *Journal of Theoretical Biology*, 490, 110174.
- Thompson JN (1999) The evolution of species interactions. *Science*, 284, 2116–2118.
- Uricchio L, Daws SC, Spear ER, Mordecai EA (2019) Priority effects and nonhierarchical competition shape species composition in a complex grassland community. *The American Naturalist*, 193, 213–226.
- Vadell MV, Villafañe IEG, Carbajo AE (2020) Hantavirus infection and biodiversity in the Americas. *Oecologia*, 192, 169–177.
- Wang YXG, Matson KD, Prins HH, Gort G, Awada L, Huang ZYX, de Boer WF (2019) Phylogenetic structure of wildlife assemblages shapes patterns of infectious livestock diseases in Africa. *Functional Ecology*, 33, 1332–1341.
- Wolf AA, Zavaleta ES (2015) Species traits outweigh nested structure in driving the effects of realistic biodiversity loss on productivity. *Ecology*, 96, 90–98.
- Wood CL, Lafferty KD (2013) Biodiversity and disease: A synthesis of ecological perspectives on Lyme disease transmission. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 239–247.
- Wood CL, Lafferty KD, DeLeo G, Young HS, Hudson PJ, Kuris AM (2014) Does biodiversity protect humans against infectious disease? *Ecology*, 95, 817–832.
- Wood CL, McInturff A, Young HS, Kim D, Lafferty KD (2017) Human infectious disease burdens decrease with urbanization but not with biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160122.
- Zhu Y, Chen H, Fan J, Wang Y, Li Y, Chen J, Fan J, Yang S, Hu L, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang Z, Mundt CC (2000) Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406, 718–722.

(责任编辑: 王少鹏 责任编辑: 闫文杰)